

УДК 595.76 + 551.583.7:551.791(5–925.14)

ТУНДРОСТЕПНЫЕ ГРУППИРОВКИ НАСЕКОМЫХ И РЕКОНСТРУКЦИЯ КЛИМАТА ПОЗДНЕГО ПЛЕЙСТОЦЕНА НИЗОВИЙ КОЛЫМЫ

© 2003 г. А. В. Алфимов¹, Д. И. Берман¹, А. В. Шер²

¹Институт биологических проблем Севера ДВО РАН, Магадан 685000

²Институт проблем экологии и эволюции РАН, Москва 119071

e-mail: asher@orc.ru

Поступила в редакцию 24.09.2002 г.

Реконструированы температуры июля и января для отдельных периодов позднего плейстоцена методом “общего климатического диапазона” (MCR) по 18 современным степным и тундровым видам насекомых, встречающимся в различных комбинациях в ископаемых энтомофаунах Колымской низменности. Изучены два образца из отложений возрастом около 45 и 35 тыс. лет назад (каргинский межстадиал), еще два – из отложений сартанского ледникового (их возраст соответственно 16–17 и 13–14 тыс. л.н.). Реконструированные летние температуры в оба рассматриваемых периода оказываются выше современных в точке находки ископаемых фаун – на 1.0–4.5° в каргинское время (12.0–15.5°C) и на 1.0–2.5° в сартанское (12.0–13.6°C). Реконструированный диапазон январских температур воздуха сдвинут в сторону более высоких значений по сравнению с современными; показано, что метод MCR отражает зимние температуры менее адекватно, чем летние. При средних температурах июля около 13–14° (что в настоящее время соответствует редколесьям) совместное обитание степных и тундровых видов насекомых на арктических равнинах в позднем плейстоцене было возможно лишь при экстремальной континентальности климата, обеспечивавшей резкое возрастание температурных градиентов между почвой и воздухом и высокую контрастность термических и влажностных условий на разных элементах мезо- и микрорельефа. Полученные результаты подтверждают возможность существования в плейстоцене особых климатических и ландшафтных условий, обычно называемых тундростепными, и сообществ организмов, не имеющих полных современных аналогов. Намечены граничные температурные условия их существования. Эти сообщества еще в начале плейстоцена сформировались в северо-восточной части Азии, территория которой не подвергалась материковому оледенению.

Одна из загадок плейстоцена – условия существования мамонтовой фауны, в состав которой входили животные, ныне обитающие в разных ландшафтных зонах: в тундровой, таежной и степной. Например, в одной и той же ископаемой фауне могут встречаться остатки овцебыка, северного оленя и леммингов вместе с остатками лося и марала, сайгака, лошадей и степных грызунов. Такие фауны когда-то называли “смешанными”, но еще в начале прошлого века возникла идея о том, что столь необычное сочетание видов было не случайным, а естественным, поскольку эти фауны существовали в особых климатических и ландшафтных условиях плейстоцена, не имеющих полных современных аналогов. В Европе такие условия связывали с приледниковыми (перигляциальными) ландшафтами. В Сибири сходные ландшафты, ныне исчезнувшие с лица Земли, были распространены значительно шире и не обязательно связаны с материковыми ледниками; за ними в отечественной литературе закрепилось название “тундростепи” (Тугаринов, 1929). В 60-е гг. концепция тундростепных (перигляциальных) биотопов, широко распространявшихся в плейстоцене и исчезнувших на рубеже плейстоцена и го-

лоцена, получила почти всеобщее признание в СССР (см. обзоры: Шер, 1988; 1990). Она была подкреплена палеоботаническими данными, показавшими, что в составе “приледниковых” (тундростепных) флор и палинофлор, наряду с тундровыми значительную роль играли растения, распространенные ныне в степной и лесной зонах; развивалось представление о высокой комплексности и мозаичности тундростепного ландшафта (Гричук В.П., Гричук М.П., 1950; Гитерман, 1975; Юрцев, 1974; Guthrie, 1984). Выяснилось, что ископаемые фауны насекомых, сопровождавшие тундростепные фауны млекопитающих, включали много степных видов, не живущих сейчас на Севере, и вообще имели аналогичный “смешанный” характер, представляя собой группировки, ныне нигде на Земле не встречающиеся (Киселев, 1981). Смешанная биота тундростепи рассматривается как продукт плейстоценового климата, значительно превосходившего современный по степени континентальности. Лучшему пониманию характера вымерших сообществ и поддерживавшего их климата в значительной мере способствовало изучение растительных ассоциаций северо-востока Сибири, которые можно рассматривать

как более или менее отдаленные аналоги плейстоценовых (Юрцев, 1981), а также степных животных, современное распространение которых в этом регионе позволяет считать их реликтами плейстоценовой тундростепной биоты (Берман, 2001). Тем не менее, восстановление конкретных климатических параметров (и особенно, макроклиматических), в которых существовали тундростепные сообщества, по-прежнему представляет острую и нерешенную проблему.

Не закрыта и дискуссия о реальности существования безаналоговых сообществ в плейстоцене. Ряд исследователей, в основном, палинологи, работавшие на Аляске и севере Канады, полагают, что плейстоценовый ландшафт Берингской суши практически не отличался от современных тундр или полярных пустынь, и его якобы степной облик связан с преобладанием в то время сухих стадий тундр и обилием участков, на которых растительный покров нарушен морозными процессами (см. дискуссию в: *Paleoecology of Beringia*, 1982). Изобилие остатков травоядных животных в этих малопродуктивных ландшафтах объясняется дальними забегами копытных (Colinvaux, 1996).

Согласиться с такой точкой зрения не позволяяют имеющиеся обширные данные и по плейстоценовым млекопитающим, и в особенности по насекомым.

Насекомые (главным образом, жуки) занимают особое место среди палеонтологических материалов, используемых для реконструкции природных условий прошлого, в том числе на северо-востоке Сибири. Остатки хитинового экзоскелета жуков присутствуют в отложениях различного генезиса и иногда весьма обильны. Обычно они имеют прекрасную сохранность (вплоть до чешуек и волосков на надкрыльях), особенно в мерзлых тонкодисперсных породах, что позволяет в большинстве случаев исключить дальнюю транспортировку перед захоронением или переотложение. Насекомые, особенно стенобионтные, имеют меньшую, по сравнению с растениями и позвоночными животными, толерантность к климату и быстрее реагируют на его изменения по принципу "есть – нет" (присутствие–отсутствие). Большая часть ископаемых остатков насекомых определяется до вида, а поскольку подавляющее большинство плейстоценовых видов сохранилось в современной фауне, анализ их экологии и местообитаний дает исключительно ценную информацию для реконструкции условий среды прошлого. Все эти обстоятельства позволяют успешно использовать насекомых в качестве своеобразных термометров. Реконструкции температур прошлого по ископаемым энтомофаунам обычно имеют более высокую точность и достоверность, чем при использовании других наземных организмов.

В ископаемых плейстоценовых комплексах северо-востока Азии (Киселев, 1981), помимо зна-

чительного числа тундровых и северо-бореальных видов насекомых, обнаружено не менее 15 видов степных жуков-долгоносиков, 7 видов степных листоедов, 2 вида степных жужелиц и один горно-степной клоп. Все эти виды имеют основной современный ареал на юге Сибири, в Казахстане и (или) Монголии; некоторые из них сейчас найдены нами далеко от основной части ареала, на реликтовых степных участках северо-востока Азии. Опираясь на особенности распространения в этих северных районах степных долгоносиков рода *Stephanocleonus*, часто встречающихся в ископаемых фаунах холодных и сухих эпох плейстоцена, Берман (1983) предположил, что летние температуры в эти эпохи были не ниже современных в бассейне верхней Индигирки, т.е. примерно от 14.5 до 16°C. Несколько позже близкий вывод (о том, что температура июля в плейстоцене превышала современную на 1–4°C) на основе наших материалов по *Stephanocleonus* был сделан Киселевым с соавторами (1987) применительно к ископаемой фауне разреза в низовьях Колымы¹. Позднее анализ климатической и микроклиматической обстановки на реликтовых степных участках северо-востока Азии показал, что часть степных видов имеет жесткие требования к теплообеспеченности летнего сезона. Исходя из анализа температурных требований трех видов *Stephanocleonus* и с учетом механизмов формирования микроклимата, соответствующего этим требованиям, мы оценили возможные значения среднеиюльской температуры воздуха, при которой в позднем плейстоцене существовали тундростепные группировки с их участием в низовьях Колымы, в 12–13°C, что несколько превышает современные значения (Алфимов, 1998; Берман, Алфимов, 1998; Alfimov, Berman, 2001).

Эта оценка была весьма нетривиальна, так как она относилась к последней ледниковой эпохе, отмеченной сартанским оледенением горных районов северо-востока Сибири, примерно 24–12 тыс. лет назад (л.н.). Это период последнего ярко выраженного глобального снижения температур в плейстоцене, и одновременно – последний эпизод широкого распространения тундростепных сообществ. Наконец, он наиболее надежно датируется по радиоуглероду. Для сартанского времени, или для пика похолодания (20–18 тыс. л.н.), обычно называемого "последним ледниковым максимумом" (ПЛМ), в литературе имеется больше всего оценок климатических параметров, в том числе для северо-востока Сибири. Эти оценки, опираю-

¹ Этот вывод был сделан для осадков "ледового комплекса" в разрезах низовьев р. Омолон, как раз между Дуванным яром и Алешкиной Заимкой, без конкретных указаний на геологический возраст. Однако работы Международной экспедиции "Берингия" в 1990 г. на том же обнажении Усть-Омолонской едомы подтвердили датировками сартанский возраст верхней части разреза (А. В. Шер, неопубликованные данные).

щиеся на модели общей циркуляции атмосферы, палеоботанические и другие данные, в подавляющем большинстве случаев указывают на снижение, иногда весьма существенное, среднеиюльских температур во время ПЛМ по сравнению с современностью.

Наши оценки температур июля в ПЛМ основывались на небольшом числе видов (3–4) и требовали проверки иным методом. В данной статье мы пытаемся определить, при каких температурах воздуха могли существовать тундростепные комплексы насекомых, с помощью метода, получившего широкое признание в Европе и Северной Америке, – метода “общего климатического диапазона” (Mutual Climatic Range – MCR). Иными словами, показать принципиальную возможность существования климатических (в данной статье – температурных) условий, которые бы “равно удовлетворяли жизненным потребностям как северных, так и южных обитателей” (Тугаринов, 1929, с. 669).

МЕТОДИКА

Метод MCR не описан в отечественной литературе, поэтому приведем самые общие сведения о его существе. Около 20 лет метод используется для реконструкции климата плейстоцена и голоцена Западной Европы по ископаемым комплексам насекомых (Сооре, 1977; Atkinson et al., 1986); в последние годы был применен в Северной Америке и на Аляске (Elias, 1997, 2000; Elias et al., 1996). Метод оперирует параметрами макроклимата в районах современного обитания насекомых и проецирует их в прошлое, базируясь на допущении о неизменности требований вида к определенному диапазону этих параметров. В качестве параметров обычно используется средняя температура воздуха самого теплого месяца (TMAX), в наших условиях июля, и самого холодного (TMIN) – января². Диапазон приемлемых для вида температур описывается полем точек, координаты которых соответствуют температурам июля и января в местах современных находок насекомого. Крайние из этих величин определяют рамки среднемесячных температур воздуха в области современного ареала каждого вида. В англоязычной литературе их называют “climate envelopes”; мы будем называть их “температурным диапазоном вида” (ТД)³. Далее для каждой ископаемой фауны сопоставляются ТД входящих в нее видов. Область перекрытия

ТД этих видов и называется MCR, т.е. общим климатическим, или точнее – общим температурным диапазоном (здесь и далее ОТД). Эта область описывает температурные характеристики климата, в котором могли совместно существовать найденные в одной фауне виды.

Для проверки точности определения палеотемператур используется процедура калибровки. Отбирается сеть пунктов с метеостанциями, в которых среди сборов современных жуков найдены несколько видов (как минимум 4, обычно 10–15), известных в ископаемом состоянии и используемых для MCR-анализа древних фаун. Для этих видов, ныне живущих в каждом из выбранных пунктов, определяется их ОТД, из которого берутся средние точки диапазонов летних и зимних температур, и эти величины (как предсказанные) сопоставляются с реально наблюдаемыми в данном пункте температурами июля и января. По полученным таким образом для многих пунктов парам предсказанных и наблюдаемых температур составляется уравнение линейной регрессии, которое используется для определения поправки к температурам, вычисленным по ОТД различных ископаемых сообществ. При такой методике расчета полученный диапазон летних или зимних температур превращается при калибровке в одну цифру, причем в ряде случаев “калиброванные” значения могут выходить за пределы этого диапазона. В целом надежность предсказания летних температур весьма высокая ($r^2 = 0.94$), а зимних – несколько ниже ($r^2 = 0.82$) (Elias et al., 1999).

Разработчики метода MCR включают в анализ только жуков – хищников, падальщиков и навозников (из числа Carabidae, Staphylinidae, Silphidae, Scarabaeidae и водных хищных жуков); все фитофаги исключаются из рассмотрения для того, чтобы избежать возможных проблем, связанных с задержкой расселения и особенностями экологии растений-хозяев (Atkinson et al., 1987; Elias, 2000). Такой подход берет начало с родины метода – Британских о-вов, где в течение плейстоцена происходила неоднократная радикальная смена растительных формаций – от тундр до широколиственных лесов. Кроме того, указанные проблемы были выявлены на рубеже плейстоцена и голоцена, то есть в период времени, для которого имеется детальнейшая радиоуглеродная хронология с разрешением до ста лет. На севере Сибири диапазон изменения типов растительности был несравненно меньше. Между растительностью разных эпох наблюдается высокая преемственность, и имеются данные, позволяющие утверждать, что большинство групп (а возможно, и видов) растений существовали здесь в течение всего плейстоцена, менялась только их роль в растительном покрове. Исходя из этого, мы полагаем, что указанные опасения для севера Сибири не актуальны. Более того, как будет показано ниже, именно фитофаги (долгоносики, листоеды и кло-

² Обозначения TMAX и TMIN приняты в литературе по методу MCR (Elias, 1997).

³ Зарубежные авторы иногда называют эти величины показателями “климатической устойчивости вида” (climatic tolerance of species). Следует помнить, что это всего лишь параметры макроклимата, которые могут быть весьма далеки от реальных температурных параметров местообитаний насекомых. Еще меньше общего у них с температурной устойчивостью вида (физиологической терморезистентностью).

пы) оказываются наиболее информативны для определения ОТД, тогда как вклад хищников и полифагов (в нашем случае – в основном жуужелиц) существенно меньше.

Второе принятое нами отклонение от обычной методики MCR состоит в том, что из числа всех насекомых (и фитофагов, и хищников) мы определяли ТД для наиболее “экологически несовместимых” видов, встречающихся в ископаемых энтомокомплексах, т.е. видов с максимально разной зональной приуроченностью, что подразумевает и существенные различия экологии, в том числе и прежде всего – их требований к температурам среды. Это, с одной стороны, степные (по основному ареалу) виды, нуждающиеся в высокой теплообеспеченности для прохождения онтогенеза и одновременно способные переносить низкие температуры зимы (листоеды *Chrysolina perforata* и *Ch. aeruginosa*, все виды долгоносиков рода *Stephanocleonus* и некоторые *Coniocleonus*; жуужелица *Curtonotus fodinae*); с другой – тундровые, существующие при низких температурах круглый год (листоеды *Ch. septentrionalis* и *Ch. subsulcata*, жуужелицы *Pterostichus costatus*, *P. sublaevis*, *P. haematopus*, водолюб *Helophorus splendidus* и стафилин *Tachinus arcticus*). Кроме того, в анализ включен жук пилюльщик *Morychus viridis* – облигатный обитатель криоксероморфных биотопов, локально встречающийся от низовьев Лены до Чукотки, в верховьях Индигирки и Колымы. Экология этого вида по-своему уникальна (Берман, 1990, 1992), а в ископаемых сообществах он часто выступает в роли супердоминанта по количеству остатков (более 60% от минимального числа особей во многих образцах).

Что касается калибровки, то мы пришли к выводу о том, что для такой своеобразной территории, как северо-восток Сибири, едва ли применимы уравнения, выведенные для Европы или Аляски. Разработанная нами основа калибровки для Восточной Сибири – отдельная большая тема для обсуждения в следующей работе, поэтому здесь мы только приведем полученные результаты.

Предсказанные методом MCR температуры были вычислены для более чем 50 пунктов (метеостанций), расположенных на территории Сибири и Монголии, по 37 видам насекомых, известным из отложений позднего плейстоцена северо-востока Сибири (т.е. вдвое большему числу, чем включены в данный анализ, в основном, за счет тундровых и бореальных видов). Полученные уравнения регрессии выглядят так:

$$TMAX_{cal} = 1.30 \times TMAX_{MCR} - 2.5 \quad (r^2 = 0.90)$$

$$TMIN_{cal} = 1.65 \times TMIN_{MCR} + 18.0 \quad (r^2 = 0.60),$$

где $TMAX_{cal}$ и $TMIN_{cal}$ – калиброванные температуры июля и января соответственно, а $TMAX_{MCR}$ и $TMIN_{MCR}$ – те же температуры, предсказанные

методом MCR. Отметим, что эти уравнения оказались близки к калибровочным уравнениям, вычисленным С. Элайасом для внутренних районов Аляски (Elias et al., 1999).

Последнее замечание методического плана состоит в том, что на Аляске для привязки точек современных находок жуков к метеоданным используется база данных по климату Северной Америки, в которой показатели рассчитаны по сетке с ячейкой 25 км. У нас такой базы нет, поэтому для современных находок, удаленных от метеостанций, приходилось экстраполировать данные ближайшей станции или интерполировать показатели по меньшей мере двух станций. Для горных районов в температуру июля вводилась поправка на абсолютную высоту места находки. Климатические данные для 380 станций взяты из Справочника по климату СССР (1966–1968) и Климатического справочника зарубежной Азии (1974).

МАТЕРИАЛ

Для оценки показателей климата позднего плейстоцена в низовьях Колымы методом MCR мы использовали ископаемые комплексы насекомых, описанные из этого региона Киселевым (1981). За 20 лет, прошедших с публикации этой пока единственной обширной сводки по плейстоновым насекомым северо-востока Азии, произошли некоторые изменения в таксономии и систематике изученных С.В. Киселевым групп. В частности, в последние годы идет ревизия сибирских листоедов и некоторых родов жуужелиц, в процессе которой пересматриваются границы отдельных видов, выявленных им в ископаемом состоянии. Поскольку ископаемые коллекции в этом плане пока не ревизованы, мы сохраняем номенклатуру монографии С.В. Киселева во всех случаях, кроме трех следующих. Важнейший для реконструкции обстановки рассматриваемого времени плейстоцена пилюльщик *Morychus viridis* в 80-е гг. определялся как *Chrysobryrhus rutilans*, а используемые нами в анализе виды рода *Curtonotus* относились к роду *Amara*. Наконец, консультации со специалистами по Staphylinidae дали нам основание считать остатки *Tachinus apterus* принадлежащими скорее к *T. arcticus*, хотя таксономические отношения этих современных видов (Ullrich, Campbell, 1974) и вида из плейстоценовых отложений нуждаются в уточнении.

Для анализа мы стремились выбрать из работы С.В. Киселева те ископаемые фауны, которые относятся к интервалам сартанского оледенения и каргинского межстадиала (т.е. последних 50 тыс. л.н. – диапазону, к которому применим радиоуглеродный анализ) и наиболее хорошо датированы, с одной стороны, а с другой – наилучшим образом изучены геологически и палеонтологически. В качестве первого объекта выбраны ископаемые

энтомофауны широко известного разреза Алешкиной Займки на правом берегу Колымы в 25 км выше с. Колымское. Разрез 15-метровой песчаной террасы Колымы привлек к себе внимание благодаря находке здесь остатков сайгака – одного из наиболее стенопопных представителей мамонтовой фауны (Шер, 1967, 1969), ныне обитающего лишь в южных степях и полупустынях. Впоследствии комплексный палеоэкологический анализ ископаемых животных и растений из этого разреза (Шер и др., 1979; Киселев, 1981) показал, что алешкинский палеобиоценоз, относящийся ко второй половине сартанского времени (17–13 тыс. л.н.), может считаться одним из классических примеров тундростепного сообщества (Шер, 1988). Ископаемые энтомофауны (около 1400 особей из 4 образцов) носят ярко выраженный “смешанный” характер: доминируют обитатели полынно-разнотравных степей, остепненных лугов, осочковых пустошей; насекомые тундровых биотопов немногочисленны, и в их составе преобладают тундровые ксерофилы. Доминанты спорово-пыльцевых спектров – злаки, полыни и сибирский плаунок. Характерные для современных гипоарктических тундр кустарники и кустарнички (верескоцветные, береза, ольха) и мхи представлены в спектрах в весьма небольшом количестве, хотя, видимо, присутствовали в растительном покрове; древесных пород, вероятно, не было. Наконец, в фауне млекопитающих (более 200 остатков), помимо сочетания сайгака и северного оленя, примечательно резкое доминирование лошадей и бизонов. Таким образом, алешкинский палеобиоценоз несомненно отражает существование пастбищной экосистемы, не имеющей современных аналогов. Его “абсолютный” возраст определяется радиоуглеродным методом (8 датировок) в диапазоне от 17.2 до 13.2 тыс. л.н. (Шер и др., 1979; Томирдиаро и Черненький, 1987). Хотя имеющиеся датировки не очень хорошо согласуются по разрезу (возможно, в силу отбора проб разными людьми и в разные годы), ни у кого не вызывает сомнений, что отложение толщи песков в основном происходило в этом интервале, т.е. во вторую половину сартанского времени, сразу после ПЛМ. Наиболее молодая датировка (13260 ± 250 л.н.) получена недавно непосредственно по черепу алешкинской сайги (Guthrie et al., 2001) и показывает, что алешкинский тундростепной биоценоз существовал как минимум до этого времени. Мы использовали в анализе два наиболее богатых остатками насекомых образца: № АЗ-102 из нижней части разреза, взятый в 3.5 м над урезом реки, и № АЗ-101 из верхней части (12 м над урезом). Точно определить их возраст не удается, но экстраполяция имеющихся датировок позволяет предположить, что возраст первого близок к 16–17 тыс. л.н., а второго – к 13–14 тыс. л.н.

Вторая группа проанализированных энтомокомплексов происходит из не менее известного обнажения Дуванный яр на правом берегу Колымы в 40 км ниже с. Колымское. Этот почти 50-метровый разрез “ледового комплекса” (алеувитов с мощными полигонально-жильными льдами) имеет сложное строение, описанное в многочисленных публикациях. Используемые нами образцы № ДЯ-8 и ДЯ-11 (Шер и др., 1979; Киселев, 1981) взяты в средней части разреза, на высоте 24 и 17–18 м соответственно. Оба энтомокомплекса невелики (около 50 особей в каждом), но по составу вполне отвечают понятию “смешанных” фаун. Образцу ДЯ-8 соответствуют спорово-пыльцевые спектры с преобладанием пыльцы травянистых растений, близкие к спектрам алешкинской толщи (доминанты – злаки, плаунок, полыни, гвоздичные, осоки). Образец ДЯ-11 по своему положению в разрезе примерно соответствует границе этой “зоны трав” и нижележащей зоны с возрастанием роли пыльцы лиственных, березы, ольховника и кедрового стланика (этот образец и палинологические пробы отбирались в разных расчистках и сопоставляются только по высотам отбора); отметим присутствие в образце с остатками насекомых семян карликовой березки. Несмотря на большое количество радиоуглеродных датировок по растительным остаткам, возраст основной части ледового комплекса Дуванного яра остается спорным (Шер, Плахт, 1988; Васильчук, 1992). Очевидно только, что к сартанскому времени может относиться лишь самая верхняя часть разреза (выше 35 м над урезом реки), но ниже датировки противоречивы. Если исходить только из датировок по найденным *in situ* костным остаткам млекопитающих, как более надежного материала для датирования, можно оценить возраст верхней энтомофауны (ДЯ-8) как примерно 35 тыс. л.н., а нижней (ДЯ-11) – как близкий к пределу радиоуглеродного метода – 45–50 тыс. л.н. и более. Таким образом, если эти допущения верны и названные датировки не дезавуируются отдельными более древними датами выше по разрезу (Томирдиаро, Черненький, 1987), анализируемый интервал разреза Дуванного яра формально следует относить к первой половине “каргинского межстадиала”, который в целом продолжался от 50 до 24 тыс. л.н.

Таблица показывает распределение отобранных нами для анализа видов (см. раздел “Методы”) по четырем изученным образцам. Точки современных находок перечисленных видов в Азии показаны на рис. 1. Эти данные получены при обработке коллекции ЗИН РАН, дополненной материалами публикаций (Медведев, Коротяев, 1975, 1976; Медведев, 1980, 1982; Андреева, Еремин, 1991; Чернов и др., 1993; Хрулева, 1994; Kryzhanovskij et al., 1995; Ullrich, Campbell, 1974; Zasyrkina, Ryabukhin, 2001) и сведениями, сооб-

Виды насекомых, использованные для построения общего температурного диапазона

Семейство, вид	Образцы			
	Алешкина Заимка		Дуваный яр	
	АЗ-101	АЗ-102	ДЯ-8	ДЯ-11
Листоеды (Chrysomelidae)				
<i>Chrysolina septentrionalis</i> Men. (т)	+	+	+	-
<i>Ch. subsulcata</i> Mnnh. (т)	-	+	+	-
<i>Ch. aeruginosa</i> Fald. (с)	+	+	-	-
<i>Ch. perforata</i> Gebel. (с)	+	+	-	-
Долгоносики (Curculionidae)				
<i>Stephanocleonus fossulatus</i> F-W. (с)	+	-	-	-
<i>S. foveifrons</i> Chevr. (с)	+	+	-	-
<i>S. eruditus</i> Faust. (с)	+	+	+	+
<i>Coniocleonus ferrugineus</i> Fahr. (с)	+	+	-	-
<i>C. astragali</i> T.-M. et Kor. (с)	+	-	-	-
<i>C. cinerascens</i> Hochh. (с)	-	+	-	-
Жужелицы (Carabidae)				
<i>Curtonotus fodinae</i> Mnnh. (с)	+	+	-	-
<i>Pterostichus sublaevis</i> Sahlb. (т)	-	-	-	+
<i>P. haematopus</i> Dej. (т)	-	-	-	+
<i>P. costatus</i> Men. (т)	-	-	-	+
Водолюбы (Hydrophilidae)				
<i>Helophorus splendidus</i> Sahlb. (т)	+	+	-	-
Пилюльщики (Byrrhidae)				
<i>Morychus viridis</i> Kuzm. et Kor. (с)	+	+	+	+
Стафилины (Staphylinidae)				
<i>Tachinus arcticus</i> Motsch. (т)	+	-	-	-
Клопы (Pentatomidae)				
<i>Aelia frigida</i> Kir. (с)	-	-	+	+

Примечание: современный ареал вида:

(с) – преимущественно степной;

(т) – преимущественно тундровый.

щенными А.О. Беньковским, Б.М. Катаевым, И.М. Кержнером, Б.А. Коротяевым и С.А. Кузьминой, а также собственными находками. Очевидно, что для большинства обсуждаемых видов названные источники не исчерпывают известные на настоящий момент места находок. Однако дополнительные материалы могут лишь несколько расширить полученные температурные диапазоны, не меняя их принципиально.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Современные температурные диапазоны и особенности распространения видов насекомых, включенных в анализ. Наша выборка для МСР-анализа включает 18 видов, "температурные по-

ля" которых (по данным метеостанций в пунктах известных современных находок, см. рис. 1) показаны на рис. 2. Крайние точки этих полей определяют температурные диапазоны видов, используемых в анализе. Контуры ТД большинства степных видов значительно сдвинуты вверх по оси июльских температур; 6 из 10 видов (все долгоносики *Stephanocleonus*, *Coniocleonus ferrugineus* и два листодея) не известны в районах с июльской температурой ниже 9.5–10°. Наиболее высокий нижний порог ТМАХ у долгоносика *S. eruditus* – +12°C. Еще у 3 степных видов этот порог лежит на уровне 7.5–9° (т.е. существенно выше, чем у большинства тундровых видов), и лишь один вид (*Coniocleonus astragali*) известен в районах с ТМАХ ниже 5°C. Верхние пороги ТМАХ у степных видов обычно лежат существенно выше, чем

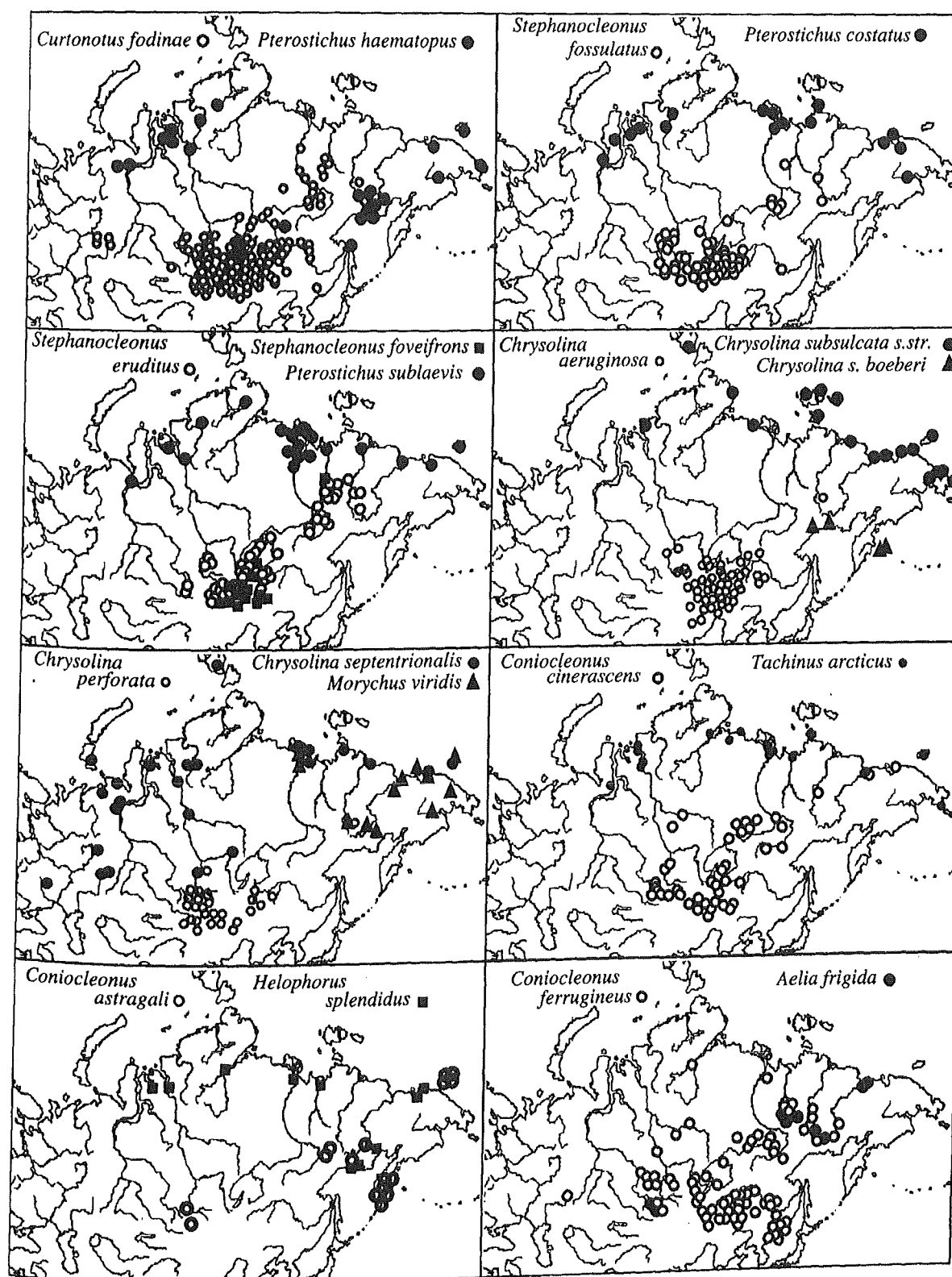


Рис. 1. Места современных находок видов насекомых, используемых в анализе.

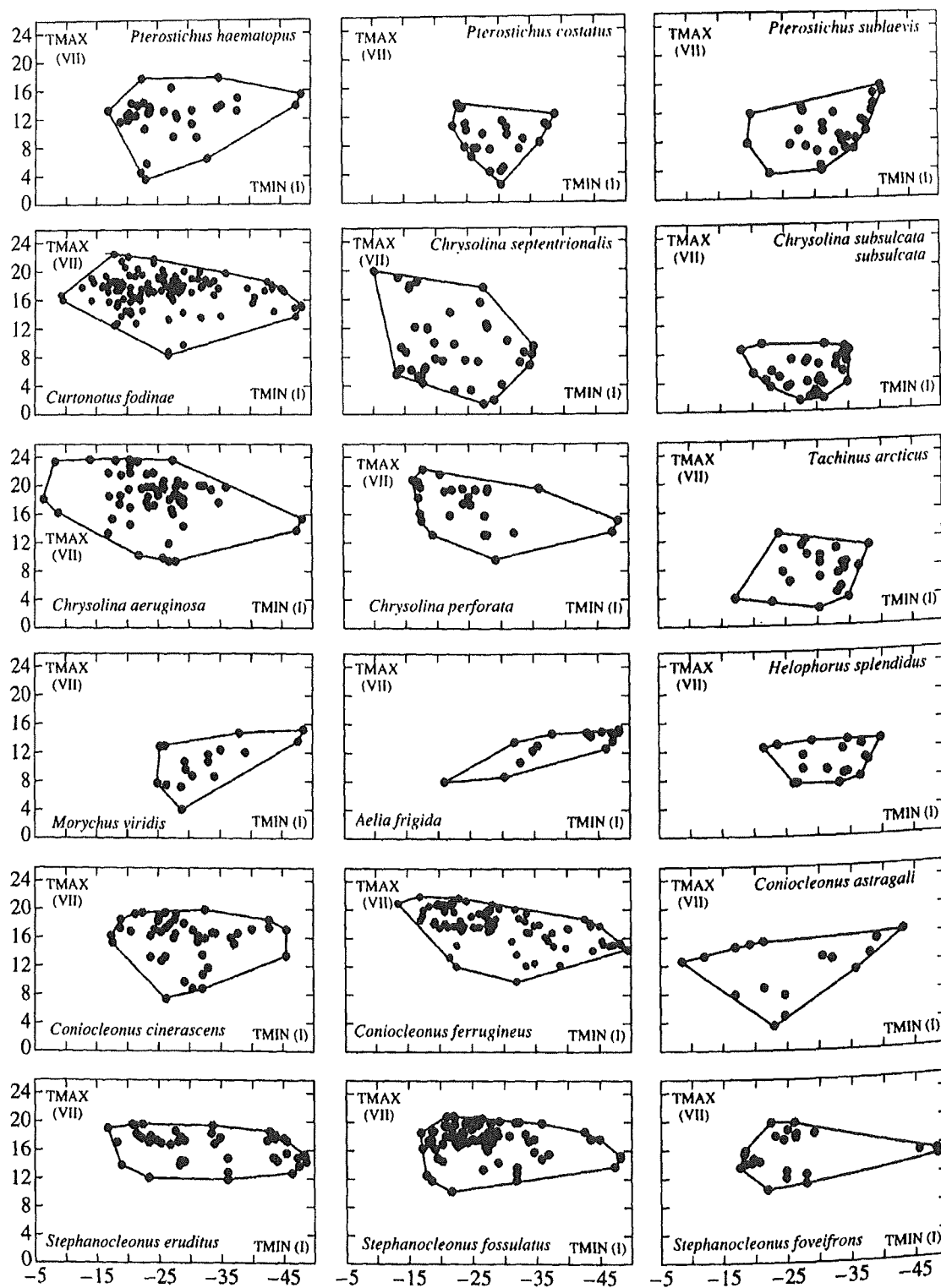


Рис. 2. Средние температуры воздуха в январе (TMIN) и июле (TMAX) в местах находок видов насекомых, используемых в анализе. Оконтурированная область представляет "температурное поле" вида, а крайние точки этого поля по осям январских и июльских температур определяют его температурный диапазон (ТД).

у тундровых – на уровне 20°C и больше. Многоугольники температурных полей большинства степных видов имеют сходную форму: они широко растянуты по оси январских температур; при этом их части, протягивающиеся в сторону очень холодной зимы (за –45°) – узкие по оси ТМАХ (“летней”), а в области более теплых зим – широкие (пример – *S. foveifrons*). Такая конфигурация характерна для ТД степных видов, известных как из зональных и горных степей юга Сибири и Монголии (широкий диапазон летних температур), так и из островных (реликтовых) степей Якутии с весьма низкими зимними температурами и узким диапазоном летних. Отметим, что в нашем случае все степные виды, присутствующие в изученных фаунах, имеют ареалы такого типа, хотя в других ископаемых фаунах Нижней Колымы присутствуют и виды, сохранившиеся сейчас только в зональных степях.

Исключение из группы степных видов по форме ТД составляет долгоносик *Coniocleonus astragali*. Хотя этот вид и считается степным (Тер-Минасян, 1988), собственно степная находка известна лишь одна – “в горных окрестностях Чуйской степи, Юго-восточный Алтай” (текст с этикетки, коллекция ЗИН РАН). Остальные никак не связаны со степями: вид найден в травянистых группировках по долинам рек в горной тайге Магаданской обл. (район пос. Мадаун, что в верховьях р. Армань; район пос. Сеймчан на Колыме) и на Камчатке (горные массивы Ключевского и Авачинского вулканов), на о-ве Врангеля (тундростепная группировка). Хотя названные точки ареала свидетельствуют о полизональности, они создают ТД, в котором и нижний, и верхний пороги ТМАХ ниже, чем у некоторых тундровых видов. Соответственно в формировании ОТД *C. astragali* ведет себя как тундровый вид и потенциально может ограничивать ОТД сверху, что обычно есть функция тундровых видов.

Заслуживает комментария и современное распространение горно-степного клопа *Aelia frigida*. Из небольшого числа точек его современных находок малая часть связана с высокогорными степями Алтая, большинство же – с островными степными участками в бассейнах рек Яны, Индигирки и Колымы, причем на Колыме он найден не только в верховьях, но и в низовьях. Отсюда – весьма своеобразная форма ТД этого вида, смещенного в сторону более низких и летних, и зимних температур.

Распространение и экология почти всех тундровых видов, входящих в нашу выборку, нуждаются в специальных комментариях. В первую очередь это касается листоеда *Ch. subsulcata*. Современное распространение этого вида (см. рис. 1) связано с арктическим побережьем. Он встречен также чуть ли не на всех арктических островах, вплоть до о-ва Октябрьской Революции (Северная Земля). В прибрежных арктических тундрах

вид достигает наиболее высокой численности: даже на о-ве Врангеля его численность снижается во внутренней (горной) части (Чернов и др., 1993). Находки этого вида в глубине материка нам не известны. Поскольку районы современного распространения вида испытывают сильное влияние близкого моря, постольку здесь не может быть ни очень высоких летних, ни очень низких зимних температур. То же касается и пацифического подвида *Ch. subsulcata boeberi*, встречающегося по побережьям Берингова и Охотского морей, включая Командорские о-ва (Матис, 1986). В плейстоцене же этот вид (вполне уверенно определяемый по остаткам хитина) обнаружен во многих точках северо-востока Сибири, обычно расположенных далеко от моря и с заведомо существенно более высокой континентальностью климата. Понятно, что использовать величины максимальных летних температур его нынешнего ареала для определения температур в плейстоцене едва ли правомерно. “Потолок” июльской температуры для арктического подвида не достигает 10°C, а январская лишь чуть опускается ниже –35°C. Естественно, что по летней температуре он “вступает в конфликт” прежде всего со *S. eruditus*, у которого минимальная температура июля 12°C, и их ТД не перекрываются. Разумеется, мы не можем полностью исключить того, что *Ch. subsulcata* сохранился где-нибудь вне прибрежных районов, и если он будет найден в глубине материка (как это случилось с некоторыми другими тундровыми видами, см. ниже), то эти находки ликвидируют разрыв его ТД со степными видами. Тем не менее, на сегодняшний день этот вид явно не соответствует базовому допущению метода MCR, поскольку можно с уверенностью утверждать, что ТД его сегодняшнего ареала отличается от такового в недавнем прошлом, и при построении ОТД нам приходится выносить этот вид за скобки.

На арктическом побережье Сибири ныне широко распространены три вида жуужелиц рода *Pterostichus* – *P. costatus*, *P. sublaevis* и *P. haematopus*, найденные в образце ДЯ-11 и довольно обычные в других ископаемых фаунах региона. Первый вид найден и на Большом Ляховском о-ве, а два другие известны с о-ва Врангеля. При этом *P. costatus* местами заходит в лесотундру (например, найден в районе Булуна на Лене, на юге Ямала), но наибольшей численности достигает в подзоне типичных тундр, где тяготеет к переувлажненным заболоченным осоково-моховым участкам (Чернов и др., 2001). *P. sublaevis* поднимается по Лене еще выше – вплоть до Жиганска, а по Енисею – почти до Дудинки, т.е. заходит в северную тайгу. *P. haematopus*, кроме арктического побережья, известен на юге Сибири (Саяны, Ангара, верховья Алдана), в верховьях Индигирки и Колымы и на Охотском побережье, на севере Сахалина. В связи с таким распространением “потолок” летних температур для *P. costatus* относи-

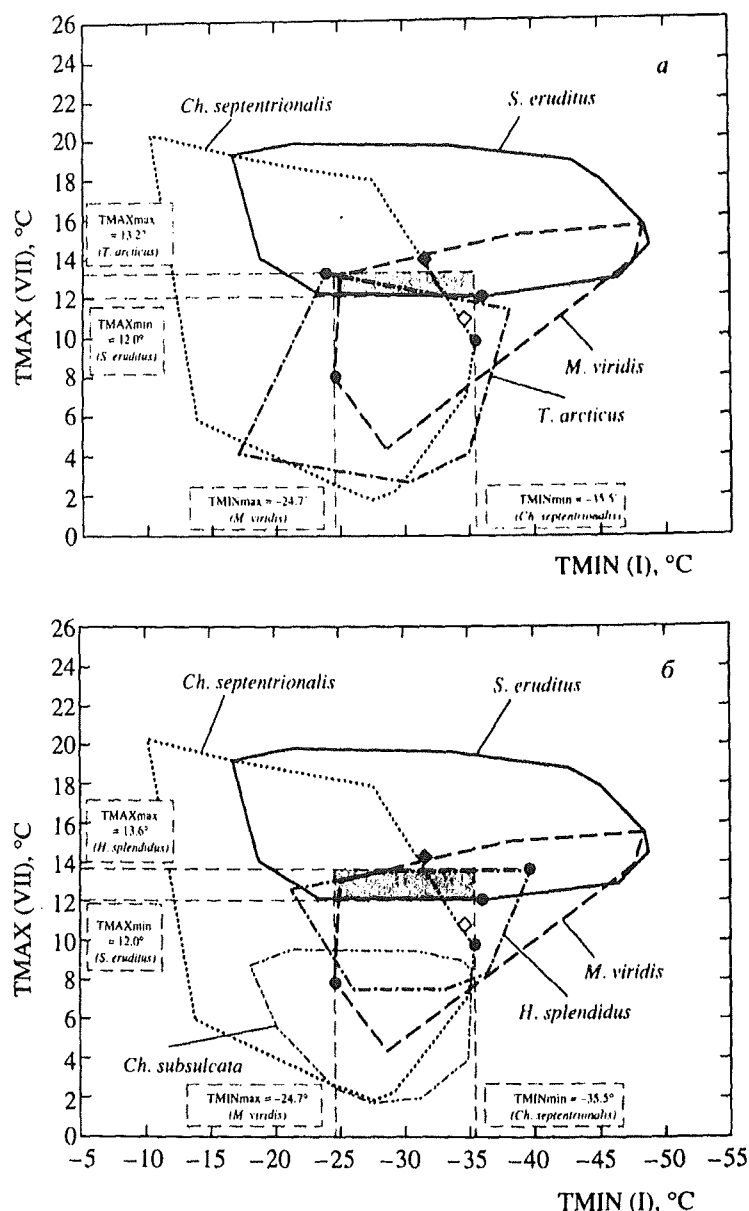


Рис. 3. Температурные поля видов насекомых, определяющих общий температурный диапазон (ОТД) в четырех ископаемых фаунах. Черные кружки на контурах температурных полей видов маркируют максимальные и минимальные значения январских (TMINmax, TMINmin) и июльских (TMAXmax, TMAXmin) температур, при которых возможно совместное существование всех входящих в фауну видов. Проекция этих точек на оси температур (серые штриховые линии) определяют границы ОТД (серый прямоугольник). Температурные поля остальных видов каждой фауны, не определяющих границы ОТД, во избежание перегрузки рисунка не показаны. Незалитый ромб – современные температуры метеостанции “Колымское”. Залитый ромб – калиброванные температуры для данной фауны. а – фауна АЗ-101, около 13–14 тыс. л.н. (всего в ОТД участвуют 12 видов); б – фауна АЗ-102, около 16–17 тыс. л.н. (ОТД 10 видов); в – фауна ДЯ-8, около 35 тыс. л.н. (ОТД 5 видов); г – фауна ДЯ-11, около 45–50 тыс. л.н. (ОТД 6 видов).

тельно низкий (13.8°C), тогда как у *P. sublaevis* и *P. haematopus* – довольно высокий (15.8 и 17.9°C соответственно). Зимние температуры, напротив, у *P. costatus* не опускаются ниже –39° (что связано с относительной близостью его местообитаний к морскому побережью), в то время как у *P. haematopus* они достигают –48.5°. Таким образом, из

трех рассматриваемых видов жуэлиец только *P. costatus* принимает участие в формировании ОТД отдельных фаун; у двух других ТД значительно шире.

Еще более своеобразно распространение листоеда *Ch. septentrionalis*, который считается “типичным арктическим видом” (Чернов и др., 1993).

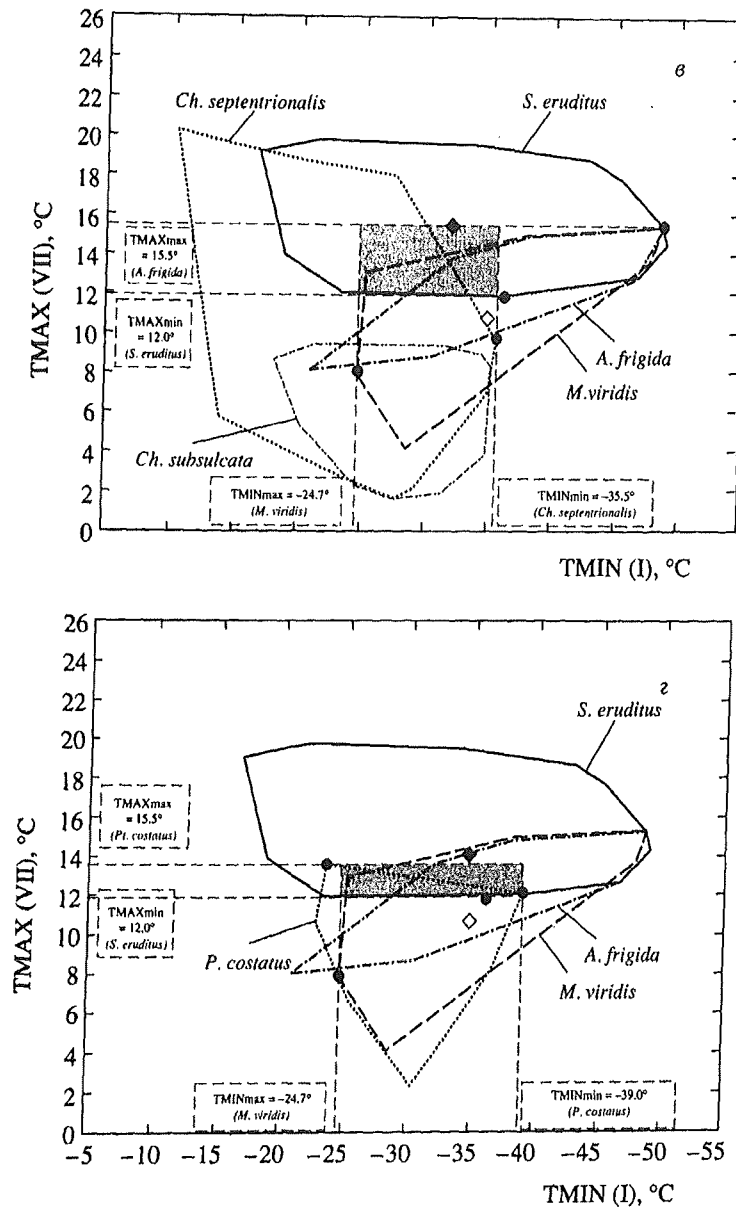


Рис. 3. Окончание.

В недавнее время он был обнаружен не только на юге Сибири (Красноярск, Ангара), но и в Челябинской и даже в Липецкой областях (А.О. Беньковский, личное сообщение). Конфигурация ТД вида, обитающего в нескольких ландшафтных зонах, резко отличается от всех остальных обсуждаемых здесь. Поэтому единственная роль, которую он может играть в наших построениях – это ограничение низких зимних температур – не ниже -35.5°C .

Наиболее “чистый” тундровый ареал имеет жук-стафилин *Tachinus arcticus*, распространенный по всей тундровой зоне Азии от Ямала до восточной Чукотки и о-ва Врангеля. Именно этот

вид и образует верхнюю границу ОТД, если он присутствует в ископаемой фауне.

Наконец, седьмой тундровый вид из анализируемого списка – водолюб *Helophorus splendidus*, населяющий небольшие тундровые водоемы от Гыданского п-ва до западной Чукотки, а также на побережье Охотского моря и в континентальных районах верхней Колымы. Несмотря на специфичность температурных условий местообитания вида и его не облигатную связь с тундровой зоной, теплая граница его летнего ТД (13.6°) близка к таковой у *T. arcticus* и либо подкрепляет ее, как в образце АЗ-101, либо сама образует верхний край ОТД (АЗ-102).

Экология и местообитания последнего в нашей выборке вида – пилюльщика *M. viridis* – столь своеобразны, а его роль в плейстоценовых фаунах столь примечательна, что этому жуку в самые последние годы посвящен ряд специальных исследований, к которым мы и отсылаем читателя (Берман, 1990, 1992, 2001). Типичный обитатель холодных (гемикриофитных) степей северо-востока Сибири, этот вид населяет биотопы с максимально контрастными температурными условиями. Для его ТД характерны относительно низкие летние температуры (как у ряда тундровых видов), и весьма низкие зимние (как у степных). В настоящее время во всех районах находки этого жука температура января ниже -24.7°C ; именно эта температура образует “теплый зимний” край ОТД во всех фаунах. Нельзя, однако, исключить, что узость ТД данного вида в какой-то степени связана с малым количеством точек, в которых он найден сегодня.

Температурные диапазоны тундростепных комплексов насекомых Алешкиной Заимки и Дуванного яра. Образец АЗ–101 содержит остатки более 400 особей насекомых, относящихся к 29 видам, 12 из которых входят в нашу выборку (см. таблицу). В ископаемой фауне преобладают степные виды (45%), около 30% составляют тундровые, остальные виды имеют разную экологическую и зональную приуроченность. Все 12 видов участвуют в формировании ОТД. Восстановленные по этой фауне июльские температуры составляют 12.0 – 13.2°C ; калибровка дает несколько более высокое значение – 13.9°C (рис. 3а). Верхняя граница диапазона определяется наибольшей из зарегистрированных температур в ареале стафилина *Tachinus arcticus*, нижняя – нижним краем ТД степного долгоносика *S. eruditus*. Возможный диапазон январских температур – от -24.7 до -35.5°C , что при калибровке дает -31.7° . Реконструировать более теплые зимы по материалам этого образца, как и остальных трех, не позволяет ТД только одного вида – *M. viridis*. “Холодный зимний край” ОТД ограничивает ТД *Ch. septentrionalis*. Немного более низкие минимальные температуры января отмечаются в ареалах *T. arcticus* и *H. splendidus*; остальные виды известны из районов с существенно более низкими зимними температурами (вплоть до -48°).

Современные температуры июля и января по ближайшей к Алешкиной Заимке и к Дуванному яру метеостанции “Колымское” составляют соответственно 10.9 и -34.8°C . Таким образом, реконструированные по этому образцу июльские температуры оказываются на 1.1 – 2.3° выше современных в районе находки ископаемой фауны (а калиброванные значения температуры – на 3°). Полученный диапазон зимних температур на “холодном” крае близок к современному, но в целом сильно смещен в сторону более высоких значений (по калибровке – на 3.1° выше современных).

В образце АЗ–102 из нижней части разреза Алешкиной Заимки обнаружено в общей сложности свыше 800 особей насекомых, относящихся к 30 видам (Киселев, 1981). Доля степных видов здесь несколько ниже, чем в образце АЗ–101, и примерно равна доле тундровых видов (30%). Здесь присутствует 11 из 18 выбранных нами для анализа видов (таблица), и 9 из них повторяются в обеих фаунах. В результате обе зимние границы и нижняя летняя граница ОТД образованы теми же, что и в предыдущем образце, видами – *M. viridis*, *Ch. septentrionalis* и *S. eruditus*, а верхняя граница летних температур лежит чуть выше (13.6°); ее образует самая высокая температура в ареале водолюба *H. splendidus* (рис. 3б). Соответственно, чуть выше и калиброванная температура лета (14.2°C).

Особо надо отметить появление в образце АЗ–102 тундрового вида листоеда *Ch. subsulcata*, выпадающего из ОТД, образованного десятью остальными видами. Верхняя граница полученного нами ТД номинативного подвида *Ch. subsulcata* (см. выше) оказывается на 2.4°C ниже самых низких значений для ТД *S. eruditus* и чуть ниже, чем нижняя температурная граница *S. foveifrons*, *C. ferrugineus* и *Ch. perforata*.

В образцах № 8 и 11 из отложений Дуванного яра (Киселев, 1981) и общее число особей, и число видов (11 и 14 соответственно) значительно меньше, а состав степной и тундровой групп насекомых несколько иной, чем в проанализированных фаунах Алешкиной Заимки (таблица). В образце ДЯ–11 больше тундровых жуков и меньше степных долгоносиков, здесь появляется горностепной клоп *Aelia frigida*, нет листоедов; ОТД образован шестью видами. Однако, как и в фаунах из отложений Алешкиной Заимки, нижняя граница июльских температур (12°) в обеих фаунах Дуванного яра определяется ТД степного долгоносика *S. eruditus* (рис. 3в, 3г). Верхняя граница ОТД в образце ДЯ–8 определяется идентичными порогом горно-степного клопа *A. frigida* и пилюльщика *M. viridis* (15.5°), а в образце ДЯ–11 – верхним порогом ТМАХ жука *P. costatus* (13.8°). Калиброванная ТМАХ составляет 15.4 и 14.3°C соответственно. По зимним температурам ОТД образца ДЯ–8 аналогичен алешкинскому, поскольку определяется теми же *M. viridis* и *Ch. septentrionalis*; в образце ДЯ–11, при отсутствии последнего вида, “холодный” край ОТД (-39°) определяет жука *P. costatus*; калиброванная ТМН равна -34.6°C .

Подводя итоги, прежде всего отметим, что для всех ископаемых энтомофаун минимальные оценки среднеиюльской температуры не опускаются ниже $+12^{\circ}$, и, тем самым, оказываются выше современных, как минимум, на 1° . Номинальное сходство этого рубежа во всех фаунах не удивительно, поскольку он везде определяется ТД степного долгоносика *S. eruditus*, остатки которо-

го найдены во всех образцах. Максимальные оценки летней температуры – от 13.2 до 15.5°. Калиброванные значения июльских температур превышают современные в фаунах Алешкиной Заимки на 3.0–3.3°, а в фаунах Дуванного яра – на 3.4–4.5°.

Реконструированные январские температуры на “холодном крае” во всех фаунах оказываются лишь немного ниже современных в районе находки ископаемых фаун, а на своем “теплом” крае – выше их на 10°. Калиброванные значения TMIN лежат гораздо ближе к “холодному” краю, чем к “теплому”, и составляют в трех фаунах –31.7°, что на 3.1° выше среднеянварской температуры в пос. Колымское, и лишь в фауне ДЯ–11 TMIN практически совпадает с современной.

ОБСУЖДЕНИЕ

Достоверность реконструкции летних температур. Основной результат проведенного анализа состоит в том, что по всем четырем изученным временным срезам, как в первую половину каргинского, так и во вторую половину сартанского времени, среднеиюльская температура в низовьях Колымы была не ниже современной, а выше ее как минимум на 1°, как максимум – на 4.5° в карге и на 2.5° в сартане.

Более высокие, чем ныне, летние температуры раннекаргинского времени, с формальной точки зрения, не должны вызвать удивление. В недавней сводке палинологических данных по “каргинскому интерстадиалу” в Берингии (Anderson, Lozhkin, 2001) отмечается, что между 39 и 33 тыс. л.н. климат Сибирской Берингии был относительно теплее и, возможно, приближался к современному. По существу же проанализированные фауны Дуванного яра и сопровождающие их спорово-пыльцевые спектры едва ли имеют отношение к так называемым “фазам потепления” внутри каргинского времени, поскольку последние выделяются прежде всего как интервалы усиления позиций древесно-кустарниковой растительности, когда северная граница распространения лиственницы приближалась к сегодняшней. Наши же образцы происходят из пыльцевой “зоны трав” (лишь образец ДЯ–11 может захватывать часть более древней “зоны кустарников”), а фауна их – типично тундростепная, поэтому к ним приложима большая часть соображений по достоверности полученных сартанских летних температур, более детально излагаемых ниже.

Если, как это сейчас принято, использовать в качестве конечного результата только калиброванные температуры, получится, что в сартанское время июль был теплее минимум на 3°C. Таким образом, применение метода MCR не только подтвердило полученный нами ранее другим способом результат (Берман, 1983; Берман, Алфимов, 1998), но и позволяет допускать для сартан-

ского времени даже несколько более высокие летние температуры, вплоть до 14°C.

Как уже отмечалось, этот результат входит в принципиальное противоречие с большинством оценок летних температур сартанского времени, в первую очередь, ПЛМ (18–20 тыс. л.н.), согласно которым они были ниже современных (Авенариус и др., 1978; Развитие..., 1993 и др.). Из палеоклиматологов лишь Климанов (1994) осторожно предположил, что благодаря высокой континентальности климата даже в ПЛМ на современном побережье Северного Ледовитого океана могли существовать районы с летними температурами, превышающими современные.

Нам сложно оценивать достоверность других реконструкций, основанных, например, на моделировании общей циркуляции атмосферы, поэтому попытаемся показать внутреннюю непротиворечивость наших выводов и посмотреть, насколько они согласуются с другими палеоэкологическими данными по сартану нижней Колымы.

Мы уже отмечали, что минимальная среднеиюльская температура +12°C во всех образцах определяется одним видом – долгоносиком *S. eruditus*. Эта температура устанавливается по его современным находкам в горах Монголии и Забайкалья. Допустим, что в будущем этот жук будет найден на больших абсолютных высотах, т.е. на территориях с более низкими температурами. Насколько изменятся полученные нами температуры сартана? Для проверки исключим его из определения ОТД алешкинских фаун. Калиброванные значения TMAX для обеих фаун упадут на 1°, но все равно останутся заметно выше современной. Это объясняется тем, что снизить июльские температуры ниже современного уровня не позволяет целая группа степных видов, которые, как мы уже упоминали, нуждаются для своего развития в значительном летнем тепле, уровень которого определен нами достаточно надежно в их реликтовых местообитаниях (т.е. на крайнем пределе их современного распространения). Именно эти виды из “смешанных” комплексов в настоящее время служат надежным, возможно, единственным среди всех организмов свидетельством более высоких, чем ныне, летних температур в холодные периоды плейстоцена на северо-востоке Азии (Холодные степи..., 2001). Присутствие в тех же фаунах тундровых видов ограничивает диапазон реконструированных летних температур сверху. Вместе с тем, как показано выше, практически все рассмотренные тундровые виды сегодня встречаются в районах с температурой июля 13–16°C и даже выше. Следовательно, присутствие этих видов в ископаемых фаунах не противоречит реконструкции относительно высоких летних температур, минимально необходимых для существования степных видов.

Как известно, метод MCR оперирует только списочным составом ископаемых фаун, никак не

учитывая количественные соотношения экологических групп. Между тем, важно напомнить, что в алешкинских палеобиоценозах степные насекомые по числу остатков заметно преобладают над тундровыми, а в составе экологических группировок доминируют обитатели полынно-разнотравных степей (Киселев, 1981). Количественное соотношение этих группировок хорошо согласуется со спорово-пыльцевыми спектрами осадков и с составом фауны травоядных млекопитающих (см. выше). Анализ комплекса палеоэкологических данных по алешкинской фауне позволил предположить, что биоценозы такого типа должны были существовать при несколько более теплом и более сухом лете (Шер, 1988). Результаты анализа энтомофауны методом MCR вполне подтверждают это.

Все это позволяет нам считать реконструкции июльской температуры в 12–14°C, полученные по сартанским фаунам насекомых низовьев Колымы методом MCR, вполне реалистичными (если не заниженными). То же относится и к летним температурам фаун Дуванного яра.

Здесь нужно сделать одно важное замечание. Имеющиеся датировки по Алешкиной Заимке, строго говоря, не дают оснований распространять наш вывод о высоких летних температурах сартанского времени на период 18–20 тыс. л.н., т.е. на ПЛМ. В этом плане интересно сопоставление данных по низовьям Колымы с новыми данными, полученными по хорошо датированному позднелайстоценовому энтомофаунам в дельте Лены (Sher et al., 2001; Кузмина, 2001). Там в непрерывном разрезе “ледового комплекса” выделяются два интервала времени – 48–35 и 14–12,5 тыс. л.н., в течение которых в энтомофаунах весьма заметна роль степной и ксерофильной составляющих; присутствие степных насекомых на широте 72° позволяет предполагать, что летние температуры в оба интервала были выше современных. Эти интервалы разделены промежуток времени с более холодным летом (выпадает большинство степных видов) при сохранении засушливости климата; тенденция к снижению летних температур достигает апогея в период 25–18 тыс. л.н., включающий в себя последний ледниковый максимум (ПЛМ). Возможно, что алешкинские фауны существовали слегка позднее ПЛМ и отражают позднесартанский всплеск степной составляющей в биоте сибирской Арктики, хорошо документированный в дельте Лены. Кстати, отметим, что в период ПЛМ в Берингии остатки сайгаков не обнаружены, а наиболее молодые их датировки относятся именно к интервалу 15,5–12,5 тыс. л.н. (Guthrie et al., 2001). Вместе с тем, нельзя исключить и то, что благодаря более южному положению колымских фаун по сравнению с усть-ленскими степные виды могли сохраняться на Нижней Колыме и в ПЛМ. Косвенным подтверждением этому служат данные по Усть-Омо-

лонскому разрезу (Киселев и др., 1987), где серия образцов с остатками *Stephanocleonus* (образцы брались через каждые 2 м), судя по полученным поздней датировкам, должна соответствовать интервалу времени, включающему период ПЛМ.

Достоверность реконструкции зимних температур. Как мы отмечали, метод MCR для обеих сартанских и одной каргинской фауны дает калиброванные значения январских температур примерно на 3° выше современной, которая составляет –34,8°C. Этот результат заведомо ошибочен по ряду причин. Главная из них – некорректность использования средних температур воздуха в январе как фактора, ограничивающего распространение насекомых (кроме дендробионтов). Их выживание зимой лимитируется не столько температурами воздуха, сколько минимальными температурами в местах зимовки – в подстилке или верхних слоях почвы под снегом. Из практики применения метода MCR известно, что точность определения среднеянварских температур воздуха в несколько раз уступает точности определения температур лета (например, Elias, 1997). В нашем случае это особенно хорошо видно при сравнении полученных нами значений с оценками зимних температур другими методами.

Первые попытки оценки зимних температур во время формирования “ледового комплекса” Колымской низменности (по теплофизическим расчетам параметров решетки ледяных жил в разрезе Дуванного яра) привели к заключению, что “среднемесячные температуры воздуха самых холодных месяцев зимы могли опускаться до –70...–80°” (Каплина, Кузнецова, 1975). Согласно оценкам, основанным на комплексе палеогеографических, палеоботанических и других методов (Авенариус и др., 1978), среднеянварская температура в регионе во время ПЛМ снижалась на 10–15° по сравнению с современной (т.е. до –45...–50°). За последние 20 лет проделана большая работа по оценке палеотемператур по изотопно-кислородному составу подземных льдов региона (Архангелов и др., 1987; Коняхин, 1988; Васильчук, 1992; Архангелов и др., 1996). В целом результаты оказываются достаточно близки к оценкам Авенариус с соавторами. Конкретно для интересующих нас интервалов Алешкиной Заимки и Дуванного яра среднеянварская температура воздуха оценивается в –46° (Васильчук, 1992), т.е. примерно на 11° ниже современной. С этими данными трудно не считаться. Изотопный состав подземных льдов, формирующихся в Арктике сегодня, хорошо коррелирует с зимними температурами воздуха, а соотношения изотопов в ледниково-степных льдах резко отличаются от нынешних и свидетельствуют, что зимние температуры в изученные отрезки плейстоцена были значительно ниже современных. Убедительно показано, что они приближались к самым низким температурам января, известным сейчас в наиболее

континентальных районах северо-востока Сибири. Таким образом, даже самая низкая из полученных нами методом MCR оценок температур января по ОТД насекомых оказывается заметно завышенной по сравнению с реконструируемыми по физическим параметрам.

Условия существования тундростепных группировок насекомых. Судя по современным ТД 18 видов насекомых, включенных в анализ, все они (исключая *Ch. subsulcata*) могли бы жить вместе в районах, летняя температура которых укладывается в диапазон 12–14°C, реконструируемый для сартанских фаун. Более того, все они, кроме уже названного листоеда и долгоносика *S. eruditus*, могли бы сегодня жить и в районе находки ископаемой фауны на Нижней Колыме. Однако, даже с исключением этих двух видов, остальные не живут вместе не только в районе пос. Колымское, но и вообще нигде в мире. Этот простой пример лишний раз подтверждает известную истину, что температуры воздуха лета и зимы – далеко не главный фактор, определяющий современное распространение видов насекомых. Таких факторов много, начиная с исторических (как формировались современные ареалы видов в результате непростой плейстоцен-голоценовой истории среды) и биотических (пищевые ресурсы, конкуренция и проч.) и кончая абиотическими, в том числе климатическими. При этом рассматриваемые нами температуры воздуха играют весьма опосредованную роль. Насекомые обитают в конкретных биотопах, и при одинаковых температурах воздуха термические режимы соседних биотопов могут сильно различаться.

Иными словами, для значительной части видов полученные величины их ТД отражают параметры макроклиматов, в пределах которых в разных регионах существуют близкие по характеристикам микроклиматы. При смещении с юга на север биотопы с сохраняющимися микроклиматами занимают все более теплообеспеченные местоположения, в чем нетрудно усмотреть климатическое обоснование “правила смены стадий” Бей-Биенко (1930) в интерпретации Чернова (1975). В общем случае – чем ближе точка обнаружения насекомого к границе ареала, тем более уклоняется микроклимат от фоновых характеристик⁴.

Яркой иллюстрацией сказанному служит сравнение условий обитания степных насекомых (на примере долгоносиков рода *Stephanocleonus*) в Туве и верховьях рек Яны и Индигирки. Температуры июля в межгорных котловинах Тувы и в ульт-

раконтинентальных районах северо-востока Азии различаются весьма существенно (18–20 и 14–15°, соответственно), однако три представителя рода – *S. eruditus*, *S. foveifrons* и *S. fossulatus* – известны и из Тувы, и из северо-восточной Якутии. На северо-востоке Азии существование степных видов долгоносиков лимитируется не летними или зимними температурами воздуха, а суммами положительных температур верхних слоев почвы, которые должны превышать 2000–2200° (Берман, Алфимов, 1993, 1998). Подобные суммы температур почв на широте 63–67° могут накапливаться только на сухих южных склонах при экстремальной континентальности климата, выражающейся, в первую очередь, в возрастании температурных градиентов между поверхностью Земли и воздухом, иными словами – в непропорциональном отношении температуры воздуха повышению температуры почвы. В центральной Якутии и верховьях Яны и Индигирки континентальность климата на 10–15% превышает таковую для центральной Тувы.

В низовьях же Колымы, где континентальность климата сегодня много ниже, почвы самых теплых биотопов не получают необходимые для развития долгоносиков суммы температур даже в том случае, если бы температуры воздуха в июле увеличились с современных 11–12 до 15–16°, т.е. до максимальных оценок летних температур, полученных методом MCR. Как сохранность степных видов долгоносиков в континентальных районах северо-восточной Азии, так и полный запрет на их существование в низовьях Колымы зависят не столько от температур воздуха, сколько от континентальности климата и связанных с ней особенностей микроклимата, в первую очередь максимально возможных сумм температур почвы.

Иными словами, модель климата, обеспечивавшего совместное существование тундровых и степных видов насекомых, должна включать в себя в качестве обязательного элемента контрастность микроклиматов, точнее – их температурных характеристик. Естественно предположить, что такой контраст микроклиматов мог складываться только на элементах мозаики рельефа, мезо- и микромасштаба (Алфимов, 1988; Берман, Алфимов, 1993; Холодные степи..., 2001; Sher, Kuzmina, 2000).

Отсылая читателя к специальной монографии по экологии реликтовых степных сообществ северо-восточной Азии (Холодные степи..., 2001), выделим важнейшее для нас обстоятельство. Среди значительного разнообразия обследованных степных термофильных группировок, расположенных в горном северо-таежном окружении в континентальных районах северо-востока Азии и имеющих в качестве абсолютных доминантов населения жуков перечисленные выше степные виды, тундровых элементов ни среди беспозвоноч-

⁴ Подчеркнем, что использование в анализе параметров макроклимата реликтовых очагов степных видов на севере не вносит принципиальных изменений в летние характеристики их ТД. Минимальные значения летних температур степных видов отмечаются обычно на верхнем пределе их распространения в горах Монголии и Юга Сибири. Вместе с тем, как отмечалось выше, именно эти реликтовые очаги радикально изменяют зимние характеристики ТД, снижая январские температуры за отметку –45°.

ных животных, ни среди растений мы не нашли. Тундровые виды обнаруживаются в соседних со степными участками разного рода северо-таежных редколесьях, на моховых болотах и в других холодных экосистемах. Иначе говоря, на северном пределе распространения, а именно – на степных островках среди редколесий складывается благоприятная для степных видов обстановка, при этом совершенно не приемлемая из-за высоких температур и ничтожной влажности для тундровых видов. Т.е. здесь степные виды разобщены с тундровыми и северо-таежными на мезорельефе – склонах гор, уступах террас и т.д., что, по определению, возможно только в горах, в долинах рек, в озерных котловинах и т.п.

Тундростепные реликтовые участки, выделяемые по растительности, в северо-таежной подзоне встречаются только в горах выше границы леса (Берман, 2001). В тундровой зоне они приурочены также к южным склонам гор. Тундростепной статус этих группировок определяется составом растительности, а по набору степных видов насекомых они крайне обеднены относительно и реликтовых степных, и ископаемых комплексов. Степные виды (из числа наименее требовательных к теплу) здесь единичны (Берман и др., 2002), из обсуждаемых в настоящей статье обнаружены лишь слоники *C. astragali*, *C. cinerascens* и клоп *Aelia frigida*. На тундровых же равнинах (исключая долины рек) ныне нет даже и намеков на тундростепные группировки.

В плейстоцене же, как свидетельствуют остатки смешанных группировок, тундростепи существовали не только в горах, но и на равнинах. Поскольку летние температуры воздуха в изученные отрезки плейстоцена в этом районе, судя по полученным методом MCR результатам, были всего лишь на несколько градусов выше современных, постольку единственной климатической причиной сочетания термически контрастных участков на равнинах могло быть повышение континентальности. Если ныне суммы положительных температур верхнего сантиметрового слоя почвы самых теплых биотопов в ультраконтинентальных районах верховий Колымы и Индигирки в 1.8–1.9 раза выше, чем суммы температур воздуха (в низовьях Колымы 1.6), то в сартане это соотношение должно было подниматься до 2.0–2.1 (Берман, Алфимов, 1998).

Высокая континентальность должна была сказываться на всех элементах ландшафтной мозаики, но, безусловно, в различной мере, и в первую очередь – в зависимости от влажности почв. Ранее нами было показано, что теплообеспеченность холодных почв под мохово-лишайниковыми покровами на водоупорной мерзлоте в двух районах Северо-востока Азии (бассейны Верхней Колымы и Амгуэмы) даже при разнице температур июля в 4°, а континентальности – в 30–40%, остается практически неизменной. В то же время

почвы наиболее теплых биотопов в названных районах различаются по суммам положительных температур вдвое (Алфимов, Михайлов, 1993). Этот результат дает основания считать, что даже небольшое увеличение летних температур воздуха и усиление континентальности в сартане должны были существенным образом сказываться на термическом режиме сухих и теплых почв (относительно глубоко протаивающих), делая их еще более теплообеспеченными, тогда как температуры холодных почв, подстилавшихся вблизи поверхности водоупорной мерзлотой, вряд ли заметно менялись. Все это способствовало расширению общего диапазона теплообеспеченности, влекшего за собой, в свою очередь, увеличение набора элементов мозаики сообществ, в которой для нас, прежде всего, важен возможный сдвиг доминантов растительного покрова от мхов к травам. Именно такой сдвиг имел место в плейстоцене, о чем свидетельствуют многочисленные работы по спорово-пыльцевому анализу плейстоценовых отложений северных равнин.

Понятно, что сухие участки в зоне многолетней мерзлоты – функция прежде всего рельефа. На равнинах мезорельеф выражен на вполне ограниченном числе форм поверхности, связанных с террасированием в долинах рек, с эрозией, термокарстом, эоловыми процессами. Особого внимания с рассматриваемой точки зрения заслуживают различные пойменные образования в системе ветвящихся русел и проток – приподнятые пространства высоких пойм между протоками, серии береговых валов и ложбин, бровки пойменных террас и другие элементы мезорельефа, привлекающие для целей реконструкции своей регулярной повторяемостью, различающиеся по составу отложений, влажности и, соответственно, растительности. Наиболее возвышенные и дренируемые их части, вероятно, могут рассматриваться в обсуждаемой модели как первые претенденты на заселение степными организмами. При современной низкой континентальности климата тундр и низкой теплообеспеченности микроклиматические контрасты значительно сnivelированы, практически повсеместно господствуют устойчивые мохово-лишайниковые покровы на слабо выраженном мерзлотном микрорельефе с близко лежащей мерзлотой. В плейстоцене, при повышении континентальности и общей теплообеспеченности, нарушении непрерывности моховых покровов и замене их на большой площади на травяную дернину или слабо задернованные участки (“осочковые пустоши”), на арктических равнинах несомненно создавались предпосылки для усиления микроклиматических контрастов на элементах мезо- и микрорельефа.

Подтверждением существования сухих и хорошо прогретых участков в прошлом служит частая встречаемость в отложениях “ледового комплекса” северных равнин нор и зернохранилищ сусли-

ков. Интересно, что они залегают обычно в грунтовых столбах между мощными ледяными жилами, что доказывает, что пригодные для норения сусликов участки находились непосредственно в зоне накопления осадков "ледового комплекса", и что эти участки не могли представлять собой переувлажненные западины. В кормовых запасах плейстоценовых сусликов практически всегда сочетаются остатки растений мезоморфных местообитаний и растений, произрастающих на степных и остепненных участках (Хасанов, 1999; неопубликованные данные Шера А.В.), что говорит о тесном соседстве этих биотопов в прошлом.

Таким образом, анализ ископаемых фаун Нижней Колымы методом MCR подтверждает, что тундростепные сообщества могли существовать на северных равнинах при условии значительного возрастания континентальности климата и повышении микроклиматической контрастности в пределах мозаики биотопов. Оба этих условия для сартанского времени вполне согласуются с глобальным понижением уровня моря, в данном регионе приведшим к колоссальному расширению площади суши и формированию климата с коэффициентом континентальности около 2,5 ед., т.е. на 0,1–0,2 ед. выше, чем ныне в бассейне верхней Яны и Индигирки⁵. Что касается каргинского времени, то для него практически нет свидетельств значительного затопления шельфа в этой зоне (Sher et al., 2002), а более высокие реконструируемые температуры увеличивают количество возможных сценариев существования степной компоненты тундростепей. Несомненно, что как и сейчас в реликтовых степях, тундровые и степные виды были разделены по более и менее теплообеспеченным (в силу экспозиции, дренированности, напочвенного покрова и т.д.) участкам этой мозаики. Понятно, что увеличение теплообеспеченности наиболее теплых биотопов до определенного предела может достигаться только за счет усиления континентальности, и при этом нам не обязательно допускать повышение июльских температур воздуха (районы северо-востока Сибири с очень разным показателем континентальности могут иметь близкие температуры июля). Основным результатом проведенного анализа методом MCR состоит в том, что он просто не позволяет нам предполагать ни сартанскую, ни тем более каргинскую температуру июля ниже современной.

Сочетания видов насекомых, которые определяют ОТД в проанализированных выше образцах из Алешкиной Займки и Дуванного яра, имеют в этом регионе глубокие исторические корни (Киселев, 1981). В частности, сочетание степного

долгоносика *S. eruditus* и пилюльщика *M. viridis* с тундровой жужелицей *P. costatus*, формирующее ОТД насекомых образца ДЯ-11, впервые появляется в ископаемой летописи в криоксеротической фазе чукочинского горизонта (нижне-олёрская подсвета), т.е. около 1 млн лет назад. Там же в фауне присутствует и тундровый стафилин *T. arcticus*, определяющий одну из границ ОТД в фауне АЗ-101. Сочетание того же долгоносика *S. eruditus* с листоедом *Ch. septentrionalis*, характерное для всех изученных нами фаун, кроме ДЯ-11, впервые документировано в поздне-олёрское время (600–700 тыс. л.н.) и довольно обычно в энтомофаунах среднего плейстоцена. Уже в раннем плейстоцене к ним в некоторых комплексах добавляется последний из рассмотренных здесь ОТД-образующих видов – тундровый водолуб *H. splendidus*. Из этого можно сделать важный вывод о том, что климатические условия того же типа, что восстановлены нами для позднего плейстоцена, впервые проявились давно и за последний миллион лет периодически повторялись на низменностях северо-востока Азии. Это подтверждает сделанный ранее вывод о том, что континентальный северо-восток Сибири был колыбелью самых типичных для плейстоцена сообществ (как бы их не называть – тундростепными, перигляциальными или "мамонтными") и наиболее характерных для этого периода видов (например, шерстистого мамонта) задолго до появления материковых ледников в умеренных широтах Северной Евразии (Lister, Sher, 2001).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Первая попытка использования популярного в Европе и Америке метода MCR для реконструкции климата прошлого северо-восточной Сибири по ископаемым насекомым достаточно наглядно показала его достоинства и недостатки. Этот метод оперирует макроклиматическими параметрами, тогда как условия обитания насекомых определяются и определялись в прошлом микроклиматическими показателями. Разрыв между параметрами микро- и макроклимата особенно велик в контрастных экосистемах, существовавших в условиях резко континентального климата – а именно такие экосистемы доминировали на северо-востоке Азии в плейстоцене. Таким образом, с одной стороны очевидно, что связь между современным распространением видов (которое служит исходным материалом для анализа MCR) и макроклиматическими показателями весьма косвенная. С другой стороны, известны многие примеры такой связи; в частности, Черновым с соавторами (2000) обнаружена хорошая корреляция между распространением видов жужелиц и среднеиюльскими температурами воздуха в Арктике. Эти примеры показывают, что при всей сво-

⁵ Заметим, что в нашей более ранней работе (Берман, Алфимов, 1998) оценка величины коэффициента континентальности для низовой Колымы в сартане (до 3,0) оказалась, как мы теперь считаем, завышенной.

ей кажущейся формальности метод MCR далеко не лишен биологического смысла.

Подобно известным ареалографическим методам реконструкции климата, метод MCR основан на узко-актуалистическом постулате о неизменности требований вида к условиям среды (в том числе, температурным) в настоящем и прошлом. Ограниченность такого подхода была показана ранее (Шер, 1990); в данном исследовании мы столкнулись с новыми примерами, противоречащими этому постулату (например, распространение листоеда *Ch. subsulcata*). Вместе с тем, по сравнению с аналогичными методами, метод MCR насекомых, обладает более высоким разрешением и большей надежностью. Если, в силу объяснимых причин, реконструированные этим методом зимние температуры оказываются сильно завышенными, то погрешность в определении летних температур относительно невелика. Однако в нашем случае важен не столько количественный, сколько качественный результат, и в этом мы видим главный смысл проведенной работы. По существу впервые на основе таксонов видового ранга с известными экологическими характеристиками получен утвердительный ответ на ключевой вопрос: могла ли в принципе существовать климатическая обстановка, равно удовлетворяющая температурным требованиям к среде и степных (термофильных), и тундровых (криофильных, точнее – криорезистентных или микро-термных) организмов. Выявленные количественно параметры климата свидетельствуют о том, что исследованные нами ископаемые фауны насекомых могли существовать только в условиях высокой континентальности, определявшей контрастную дифференциацию биотопов по элементам рельефа. Резко континентальный климат, с температурой июля на несколько градусов выше, чем современная, позволял существовать в низовьях Колымы видам с разными требованиями к температурам среды и поддерживал сообщества насекомых тундростепного типа, не имеющие полных современных аналогов.

Этот вывод имеет важнейшее значение для понимания природных условий позднего плейстоцена, так как распространяется на оба изученных интервала времени – 50–35 тыс. л.н., т.е. первой половины так называемого “каргинского межстадиала”, и 17–13 тыс. л.н., т.е. времени, непосредственно следовавшего за последним ледниковым максимумом (т.е. глобальным минимумом инсоляции); природные условия в оба эти периода были достаточно сходными. Существование тундростепных сочетаний насекомых в более древние эпохи плейстоцена проливает свет на длительную эволюцию тундростепных экосистем в этом регионе.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы признательны Б.А. Коротяеву, Б.М. Кастасу и И.М. Кержнеру за благожелательное содействие в работе с коллекциями ЗИН РАН, С.-Петербург, А.О. Беньковскому за сведения по распространению листоедов, С.А. Кузьминой за полезное обсуждение рукописи.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (98-04-50036, 98-04-48084, 01-04-48930).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Авенариус И.Г., Муратова М.В., Спаская И.И., 1978. Палеогеография Северной Евразии в позднем плейстоцене-голоцене и географический прогноз. М.: Наука. 76 с.
- Алфимов А.В., 1988. Использование некоторых климатических показателей в микроклиматических исследованиях // География и природные ресурсы. № 3. С. 135–141. – 1998. О возможности оценки теплообеспеченности почвы по континентальности климата // Почвоведение. № 6. С. 669–673.
- Алфимов А.В., Михайлов В.М., 1993. Микроклиматическая дифференциация основных биоценозов и ее возможные изменения в связи с созданием водохранилища / Ред. Берман Д.И. Экология бассейна р. Амура. Владивосток: Дальнаука. С. 17–59.
- Андреева Т.Р., Еремин П.К., 1991. Эколого-фаунистический обзор жуков Южного Ямала // Эколого-фаунистические группировки жуков (Coleoptera, Carabidae) в естественных и антропогенных ландшафтах Урала. Свердловск: УРО АН СССР. С. 17–26.
- Архангелов А.А., Вайкмяз Р.А., Михалев Д.В., Пуннинг Я.-М. К., Соломатин В. И., 1987. Стратификация разрезов многолетнемерзлых пород Колымской низменности изотопно-кислородным методом / Ред. Пуннинг Я.-М.К. и др. Новые данные по геохронологии четвертичного периода. К XII конгрессу ИНКВА (Канада, 1987). М.: Наука. С. 143–149.
- Архангелов А.А., Михалев Д.В., Николаев В.И., 1996. Реконструкция условий формирования многолетней мерзлоты и климатов Северной Евразии // Развитие области многолетней мерзлоты и перигляциальной зоны Северной Евразии и условия расселения древнего человека. М.: Ин-т географии РАН. С. 85–109.
- Бей-Биенко Г.Я., 1930. К вопросу о зонально-экологическом распределении саранчовых (Orthoptera, Acrididae) в Западно-Сибирской и Зайсанской низменности // Тр. по защите раст., сер.энтомол. Т. 1. № 1. С. 51–90.
- Берман Д.И., 1983. О возможности реконструкции летних условий криоксеротических эпох Берингиды по энтомологическим данным // Биологические проблемы Севера. Тез. X Всес. симпозиума. Ч. 1. Магадан. С. 47–48. – 1990. Современные местообитания жука-пилюльщика *Morychus viridis* и реконструкция природной среды плейстоцена СВ СССР. ДАН СССР. Т. 310. № 4. С. 1021–1023. – 1992. Экология жука-пилюльщика *Morychus viridis* (Coleoptera, Byrrhidae) и реконструкция плейстоценовых ландшафтов на Северо-Востоке СССР. // Чтения памяти А.И. Куренцова. Вып. I-II. Владивосток.

- С. 30–63. – 2001. Беспозвоночные животные // Холодные степи северо-восточной Азии. Магадан: ИБПС ДВО РАН. С. 96–162.
- Берман Д.И., Алфимов А.В., 1993. Микроклиматическая обусловленность существования степных экосистем в субарктике Северо-востока Азии // Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биол. Т. 98. Вып. 3. С. 118–128. – 1998. Реконструкция климатов позднего плейстоцена азиатской и центральной Берингии по энтомологическим данным // Вестник ДВО РАН. № 1. С. 27–34.
- Берман Д.И., Коротяев Б.А., Алфимов А.В., 2002. Ксерофильная фауна членистоногих в тундростепях урочища Утесики (Чукотка) // Зоол. журн. Т. 81. № 4. С. 444–450.
- Васильчук Ю.К., 1992. Изотопно-кислородный состав подземных льдов. М.: Отдел теоретических проблем РАН. Т. 1. 420 с. Т. 2. 264 с.
- Гитерман Р.Е., 1975. Перигляциальная флора и растительность западной части Берингийской суши в плейстоцене // Бюл. Комисс. по изуч. четв. периода АН СССР. № 43. С. 146–151.
- Гричук В.П., Гричук М.П., 1950. К вопросу о характере приледниковых ландшафтов северо-восточной Прибалтики // Вопр. географии. Сб. 23. М.: Географгиз. С. 121–143.
- Каплина Т.Н., Кузнецова И.Л., 1975. Температурная и климатическая модель эпохи накопления осадков едомной свиты приморской низменности Якутии // Проблемы палеогеографии лессовых и перигляциальных областей. М.: Ин-т географии. С. 170–174.
- Киселев С.В., 1981. Позднекайнозойские жесткокрылые северо-востока Сибири. М.: Наука. 116 с.
- Киселев С.В., Колесников С.Ф., Рыбакова Н.О., 1987. О климате вегетационного периода при формировании отложений "ледового" комплекса на р. Омолон // Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. геол. Т. 62. Вып. 1. С. 113–119.
- Климатический справочник Зарубежной Азии, 1974. Л.: Гидрометеиздат. Ч. I. 280 с.
- Климанов В.А., 1994. Количественные характеристики климата северной Евразии в аллереде // Докл. РАН. Т. 339. № 4. С. 533–537.
- Коняхин М.А., 1988. Изотопно-кислородный состав полигонально-жильных льдов как показатель условий их формирования и генезиса // Автореф. дис. ... канд. геогр. наук. М.: МГУ. 23 с.
- Кузьмина С.А., 2001. Четвертичные насекомые приморских низменностей Якутии // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ПИН РАН. 24 с.
- Матис Э.Г., 1986. Насекомые Азиатской Берингии. М.: Наука. 312 с.
- Медведев Л.Н., 1980. Новые листоеды (Coleoptera, Chrysomelinae) из Монголии // Энтومол. обзор. Т. LIX. № 2. С. 311–322. – 1982. Листоеды МНР. М.: Наука. 302 с.
- Медведев Л.Н., Коротяев Б.А., 1975. К фауне жуков листоедов (Coleoptera, Chrysomelinae) Туvinской автономной республики и северо-западной Монголии (Часть I) // Насекомые Монголии. Вып. 3. Л.: Наука. С. 177–190. – 1976. Часть II // Там же. Вып. 4. Л.: Наука. С. 241–244.
- Развитие ландшафтов и климатов Северной Евразии. Поздний плейстоцен – голоцен: элементы прогноза. Вып. 1. Региональная палеогеография, 1993. М.: Наука. 102 с.
- Справочник по климату СССР, 1966–1968. Л.: Гидрометеиздат. Ч. II, IV. Вып. 20–33.
- Тер-Минасян М.Е., 1988. Жуки долгоносики подсемейства Cleopinae фауны СССР. Л.: Наука, 234 с.
- Томирдиаро С.В., Черненький Б.И., 1987. Криогенно-золотые отложения Восточной Арктики и Субарктики. М.: Наука, 200 с.
- Тугаринов А.Я., 1929. О происхождении арктической фауны // Природа. № 7–8. С. 653–680.
- Хасанов Б.Ф., 1999. Ботанический анализ кормовых запасов нор плейстоценового арктического суслика из Колымо-Индигирской низменности // Зоол. журн. Т. 78. № 2. С. 240–244.
- Холодные степи северо-восточной Азии, 2001. Ред. Берман Д.И. Магадан: ИБПС ДВО РАН. 182 с.
- Хрулева О.А., 1994. Жизненный цикл листоеда *Chrysolina subsulcata* (Coleoptera, Chrysomelinae) на о-ве Врангеля // Зоол. журн. Т. 73. Вып. 3. С. 29–37.
- Чернов Ю.И., 1975. Природная зональность и животный мир суши. М.: Мысль. 222 с.
- Чернов Ю.И., Макаров К.В., Еремин П.К., 2000. Семейство жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в арктической фауне. Сообщение 1 // Зоол. журн. Т. 79. Вып. 12. С. 1409–1420. – Сообщение 2 // Зоол. журн. Т. 80. Вып. 3. С. 285–293.
- Чернов Ю.И., Медведев Л.Н., Хрулева О.А., 1993. Жуки листоеды (Coleoptera, Chrysomelinae) в Арктике // Зоол. журн. Т. 72. Вып. 9. С. 78–92.
- Шер А.В., 1967. Ископаемая сайга на севере Восточной Сибири и Аляске // Бюл. Комисс. по изуч. четв. периода АН СССР. № 33. С. 97–112. – 1969. Палеогеография и фауна млекопитающих низовьев Колымы в конце плейстоцена // Четвертичная геология и геоморфология Сибири. Ч. I. Новосибирск: Наука. С. 173–178. – 1988. Проблемы экологии плейстоценовых млекопитающих / Ред. Саблина Т.Б. Актуальные проблемы морфологии и экологии высших позвоночных. Ч. II. М.: ИЭМЭЖ АН СССР. С. 432–464. – 1990. Актуализм и дисконформизм в изучении экологии плейстоценовых млекопитающих // Журн. общ. биол. Т. 51. № 2. С. 163–177.
- Шер А.В., Каплина Т.Н., Гитерман Р.Е., и др., 1979. Путеводитель научной экскурсии по проблеме "Позднекайнозойские отложения Колымской низменности". Тур XI // XIV Тихоокеанский научный конгресс. М. 114 с.
- Шер А.В., Плахт И.Р., 1988. Радиоуглеродное датирование и проблемы стратиграфии плейстоцена низменностей Северо-Востока СССР // Изв. АН СССР. Сер. геол. № 8. С. 17–31.
- Юрцев Б.А., 1974. Проблемы ботанической географии Северо-Восточной Азии. Л.: Наука. 160 с. – 1981. Реликтовые степные комплексы Северо-Восточной Азии. Новосибирск: Наука. 168 с.
- Alfimov A.V., Berman D.I., 2001. Beringian climate during the Late Pleistocene and Holocene // Quaternary Science Reviews. V. 20. P. 127–134.
- Anderson P.M., Lozhkin A.V., 2001. The Stage 3 interstadial complex (Karginiskii/middle Wisconsinan interval) of Beringia: variations in paleoenvironments and implications for paleoclimatic interpretations // Quaternary Science Reviews. V. 20. P. 93–125.
- Atkinson T.C., Briffa K.R., Coope G.R., Joachim M., Perry D., 1986. Climatic calibration of coleopteran data / Ed. Ber-

- glund B.E. Handbook of Holocene Palaeoecology and Palaeohydrology N.Y.: J. Wiley & Sons. P. 851–858.
- Atkinson T.C., Briffa K.R., Coope G.R., 1987. Seasonal temperatures in Britain during the past 22,000 years, reconstructed using beetle remains // *Nature*. V. 325. P. 587–592.
- Colinvaux P., 1996. Low-down on a land bridge // *Nature*. V. 382. P. 21–23.
- Coope G.R., 1977. Fossil Coleopteran assemblages as sensitive indicators of climatic changes during the Devensian (Last) cold stage // *Phil. Trans. of the Royal Soc. of London*. Ser. B. V. 280. P. 313–340.
- Elias S.A., 1997. The Mutual Climatic Range Method of palaeoclimate reconstruction based on insect fossils: new applications and interhemispheric comparisons // *Quaternary Science Reviews*. V. 16. P. 1217–1225. – 2000. Late Pleistocene climates of Beringia, based on analysis of fossil beetles // *Quaternary Research*. V. 53. № 2. P. 229–235.
- Elias S.A., Anderson K., Andrews J.T., 1996. Late Wisconsin climate in the northeastern United States and southeastern Canada, reconstructed from fossil beetle assemblages // *J. of Quaternary Science*. № 11. P. 417–421.
- Elias S.A., Andrews J.T., Anderson K.H., 1999. Insights on the climatic constraints on the beetle fauna of coastal Alaska, USA, derived from the Mutual Climatic Range Method of paleoclimate reconstruction // *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*. V. 31. № 1. P. 94–98.
- Guthrie R.D., 1984. Mosaics, allelochemicals, and nutrients: an ecological theory of late Pleistocene megafaunal extinctions / Eds. Martin P.S. & Klein R.G. *Quaternary Extinctions: a Prehistoric Revolution*. Tucson: Univ Arizona Press. P. 259–298.
- Guthrie R.D., Sher A.V., Harington C.R., 2001. New radiocarbon dates on saiga antelopes (*Saiga tatarica*) from Alaska, Canada and Siberia: their paleoecological significance // *British Archaeological Reports, International Series* 2001. P. 51–58.
- Kryzhanovskij O.L., Belousov I.A., Kabak I.I., et al., 1995. Checklist of the ground beetles of Russia and adjacent lands. Sofia-M.: Pensoft. 271 p.
- Lister A.M., Sher A.V., 2001. The origin and evolution of the woolly mammoth // *Science*. V. 294. P. 1094–1097.
- Paleoecology of Beringia, 1982. / Eds. Hopkins, D.M., Matthews J.V., Jr., Schweger C.E., Young S.B. N.Y.: Academic Press. 489 p.
- Sher A., Kuzmina S., 2000. Mosaic arctic grassland, swamp, or barren tundra: problems of the environmental reconstruction of the Ice Complex deposition time // *Terra Nostra. Schriften der Alfred-Wegener-Stiftung*. Koln. № 2000/8. P. 70–71.
- Sher A.V., Kuzmina S.A., Kuznetsova T.V., et al., 2001. The Last Glacial environment in the unglaciated Arctic Shelf Land – new evidence from the Laptev Sea coast // XI Meeting of the European Union of Geosciences, Strasbourg, April 2001, Symp. EVO6 (QUEEN) <http://www.campublic.co.uk/EUGXI/abstracts.html> P. 207.
- Sher A.V., Kuzmina S.A., Kuznetsova T.V., 2002. Pleistocene climate drivers of the East Siberian Shelf Land // *Terra Nostra. Schriften der Alfred-Wegener-Stiftung*. Koln. № 2002/3. P. 101–102.
- Ullrich W.G., Campbell J.M., 1974. A revision of the apterous-group of the genus *Tachinus* Gravenh. (Col.: Staphylinidae) // *The Canadian Entomologist*. V. 106. № 6. P. 627–644.
- Zasyapkina I.A., Ryabukhin A.S., 2001. Amphibiotic insects of the Northeast of Asia. Sofia: Pensoft Publishers & Backhuys Publishers BV. 183 p.

TUNDRA-STEPPE INSECT ASSEMBLAGES AND RECONSTRUCTION OF LATE PLEISTOCENE CLIMATE IN THE LOWER REACHES OF THE KOLYMA RIVER

A. V. Alfimov¹, D. I. Berman¹, A. V. Sher²

¹Institute of Biological Problems of the North, Far East Division, Russian Academy of Sciences, Magadan 685010, Russia

²Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow 119071, Russia

e-mail: asher@orc.ru

July and January temperatures for certain periods of the Late Pleistocene were reconstructed by Mutual Climatic Range (MCR) analysis based on 18 modern steppe and tundra species of insects, recorded in various combinations in fossil faunas of the Kolyma Lowland. Two fossil assemblages come from the sediments dated about 45,000 and 35,000 years ago (Karginian Interstadial), two more – from sediments of the Sartanian Glaciation stage (16,000–17,000 and 13,000–14,000 years respectively). The reconstructed summer air temperatures appear higher than modern by 1.0–4.5°C in Karginian times (12.0–15.5°C) and by 1.0–2.5° in the Sartanian (12.0–13.6°C). The reconstructed range of January air temperatures is shifted towards higher values as compared to the modern; it is shown, that the MCR method reconstructs winter temperatures less adequately than summer ones. At July average temperature of about 13–14°C (that now corresponds to sparse taiga forest), joint occurrence of steppe and tundra insect species on the Arctic lowlands in the Late Pleistocene was possible only under extremely continental climate. That climate must have provided sharper temperature gradients between soil and air than today, and high contrast in thermal and moisture conditions between different units of meso- and micro-scale topography. The results confirm that during the Pleistocene, peculiar conditions of climate and landscape may have existed (usually named tundra-steppe) that supported non-analogue plant and animal communities. Our results also allow us to define boundary air temperature conditions under which those communities could exist. Communities of tundra-steppe type evolved in glacier-free continental areas of northeastern Asia as early as in the beginning of the Pleistocene.